

EL PROGRAMA DE MEJORA GENÉTICA DE *PINUS PINASTER* EN GALICIA

Zas, R.¹ ; Merlo, E.²

¹ Misión Biológica de Galicia. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Apdo. 28, Pontevedra 36080.

² CIS-MADEIRA, Avda. Galicia, 5. San Cibrao das Viñas. Parque Tecnológico de Galicia 32901, Ourense.

Autores para la correspondencia: rzas@cesga.es ; emerlo@cismadeira.com

Boletín del CIDEU 6-7: 5-24 (2008)
ISSN 1885-5237

Resumen

El pino marítimo es una de las especies más importantes del sector forestal gallego. Fruto de esta importancia, desde los años 80 se lleva a cabo un programa de mejora cuyo fin último es el abastecimiento de semilla de alta calidad genética para su uso en repoblación. En este trabajo se revisan las actuaciones realizadas al respecto tanto en la zona costera como en el interior de Galicia. Se describe el dispositivo experimental del programa, los objetivos y la estrategia de mejora, los resultados más relevantes alcanzados hasta la fecha, así como la planificación de las actuaciones futuras. Aunque el programa se centra en caracteres clásicos como la productividad y la rectitud del fuste, se discuten también los resultados obtenidos y las posibilidades de mejora de otros caracteres de interés como la resistencia a patologías y plagas, la eficiencia nutricional o la calidad de madera.

Palabras clave: pino marítimo, heredabilidad, interacción genotipo × ambiente, correlación juvenil adulto, material forestal de reproducción, ensayos de progenie, huerto semillero

Summary

Genetic improvement of *Pinus pinaster* in Galicia (NW Spain)

Maritime pine is one of the most important forest-tree species in Galicia. A breeding program was started in the 80's with the aim to provide genetic improved seed to be used in reforestation. In the present paper we review all the activities done to date, both in the coastal and interior area of Galicia, describing the experimental device, the breeding objectives and breeding strategy, presenting the main results achieved, and advancing further activities of the program. Although the breeding program was focused on classical traits such as productivity and stem straightness, results and breeding possibilities of other traits such as pest and disease resistance, nutritional efficiency and wood quality are also discussed.

Keywords: maritime pine, heritability, genotype by environment interaction, juvenile mature correlation, reproductive forest material, quantitative genetics, progeny trials, seed orchard.

I. Introducción

El pino marítimo (*Pinus pinaster* Ait.) es una de las principales especies forestales del extremo suroccidental de Europa, ocupando importantes superficies en Francia, España, Portugal, Italia y norte de África. A su amplia distribución natural se añade un elevado interés para su uso en reforestación, tanto con fines de conservación ecológica (principalmente en la región mediterránea y arenales costeros), como productivo, siendo una especie fundamental en la producción de madera de sierra y trituración en la franja eurosiberiana del suroeste europeo. Su elevado potencial productivo, unido a una gran frugalidad y resistencia a la sequía, salinidad, y a plagas y enfermedades ha motivado su expansión como especie productiva a otros países como Australia, Nueva Zelanda o Sudáfrica, donde ya ocupa más de 200.000 ha.

Hoy en día, *P. pinaster* es la especie arbórea más abundante en Galicia donde, no en vano, recibe los nombres vulgares de “piñeiro bravo” o “piñeiro do pais”. Actualmente ocupa en la región alrededor de 400.000 ha en masas puras y 200.000 ha en masas mixtas con eucalipto y roble, con un incremento anual de volumen cercano a los 3 millones de m³ (DGCN, 2002). En esta región, se distinguen dos procedencias, 1a-noroeste litoral y 1b-noroeste interior (Alía *et al.*, 1996). La primera, distribuida por cotas bajas de las provincias costeras, muestra unas características excelentes de crecimiento y ramosidad, con árboles de excelente poda natural y corteza fina, aunque con cierta tendencia a la curvatura (Alía *et al.*, 1995; Molina, 1965). Esta procedencia se encuadra dentro del grupo atlántico, compartiendo origen genético con las poblaciones atlánticas de Portugal y Francia, y muestra una escasa diversidad

genética (Bucci *et al.*, 2007). En la zona interior, el origen y caracterización de las masas de *P. pinaster* es más complejo. Las masivas repoblaciones realizadas a lo largo del siglo XX con semilla foránea, probablemente de la meseta castellana, ha resultado en unas masas de comportamiento muy variable y baja calidad productiva. En general, las masas del interior de Galicia muestran una ramosidad mucho más elevada, menor crecimiento en altura y menor esbeltez, una pobre conformación del fuste y mayor espesor de corteza.

Junto con *P. radiata* y *Eucalyptus globulus*, el pino marítimo es la especie más utilizada en repoblación en Galicia, con un ritmo de plantación anual variable entre aproximadamente 3000 y 6000 ha anuales, dependiendo de la existencia de subvenciones públicas (Álvarez *et al.*, 2001; Álvarez *et al.*, 2005). Para alcanzar este ritmo de plantación, los viveros gallegos producen anualmente entre 4 y 10 millones de plantas de *P. pinaster* (Figura 1), siendo necesarios alrededor de 2000 kg de semilla para cubrir esta producción.

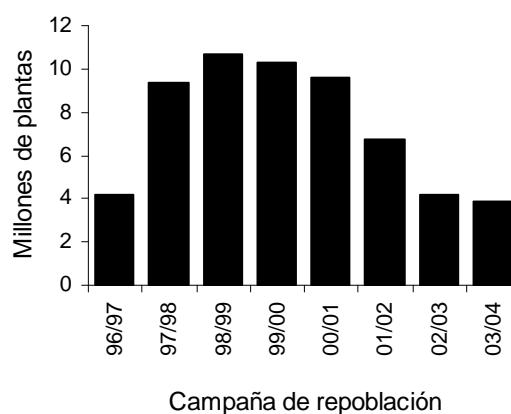


Figura 1. Producción de planta de *Pinus pinaster* en los viveros gallegos vendida para uso en repoblación. Adaptado de Álvarez *et al.* (2001; 2005).

Actualmente la producción anual de madera en rollo de *P. pinaster* en Galicia se estima en torno a 1,9 millones de m³ (Sanz *et al*, 2006). Sin embargo la mayoría de la madera que se corta en esta Comunidad es madera de baja calidad destinada a la industria de trituración. Sólo un 2% de la madera maciza utilizada en la industria del aserrado es de origen Gallego, y ésta es utilizada en su mayoría para obtener productos de bajo valor añadido como tabla y tablón para encofrados. Un aumento de calidad en nuestras masas permitiría la utilización de la madera aserrada para otros destinos como el sector de la construcción, mobiliario, carpintería así como para producción de tarima, frisos y otros productos cepillados, tal como ocurre en el mercado de Francia y Portugal.

El potencial productivo y económico de las explotaciones de *P. pinaster*, junto con la importante demanda de semilla, impulsaron en los años 80 el desarrollo en Galicia de un programa de mejora genética cuyo fin último es el abastecimiento de semilla de alta calidad genética para su uso en repoblación.

II. El programa de mejora en Galicia-Costa

Las actividades de mejora de *P. pinaster* en Galicia se remontan a los años 50, cuando bajo la dirección de Fernando Molina se instaló el primer ensayo de procedencias de la especie en la provincia de Pontevedra, evaluando el comportamiento en crecimiento, ramosidad y forma del fuste de 24 procedencias, incluyendo procedencias locales, nacionales y de Francia y Portugal. Los resultados a los 10 años de edad revelaron el comportamiento superior de la procedencia local (As Neves, Pontevedra) en cuanto a crecimiento, esbeltez y escasa ramosidad (Molina, 1965).

Ante la incesante demanda de semilla y a raíz de los resultados anteriores, en los años 80 comenzaron las actuaciones de mejora propiamente dichas sobre la procedencia local de Galicia-Costa, entendida ésta como la franja costera desde el nivel del mar hasta los 600 metros de altitud (Vega *et al*, 1993). El programa se planteó como un programa de mejora clásico por selección recurrente y mejora paulatina de caracteres deseables (ver Figura 2).

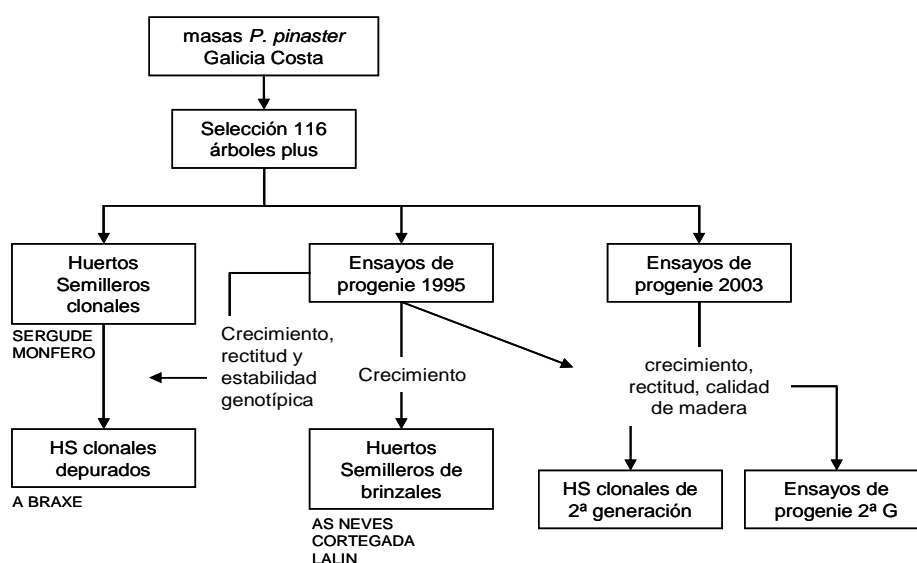


Figura 2. Esquema del programa de mejora de *Pinus pinaster* en Galicia-Costa.

Población de mejora, población de producción y dispositivo experimental

En los años 1986-88 se preseleccionaron fenotípicamente 180 árboles superiores, de los que finalmente 128 fueron seleccionados por sus buenas características de crecimiento, espesor de la corteza, ramosidad y rectitud del fuste. De los árboles seleccionados se recogieron púas para la clonación por injerto y piñas para el establecimiento de los correspondientes ensayos de progenie que servirán para estudiar la superioridad de los parentales, para estimar los parámetros genéticos y como base para seleccionar la nueva población de mejora de segunda generación.

116 de los 128 árboles seleccionados se clonaron con éxito estableciéndose en 1991 el primer huerto semillero clonal en Sergude (A Coruña), con 10 ramets de cada clon en un diseño de bloques completos al azar restringido, evitando al máximo la proximidad de ramets del mismo clon. Este huerto semillero, certificado en 2001 como material de base para la obtención de material forestal de reproducción de la categoría cualificado (BOE nº 23, 26-01-2001), comenzó a producir semilla en 1995, estabilizándose la producción alrededor del año 2000 (Figura 3).

En 1998 se instaló el segundo huerto semillero de esta especie en Monfero (A Coruña) con el mismo material y diseño representado en el huerto de Sergude. Fue registrado en 2007 en el Rexistro Galego de Materiais de Base (DOG nº 77, 20-04-2007) y ha entrado en producción en los últimos años, aunque con una escasa producción de semilla debido a una evidente peor calidad de estación.

Finalmente, en 2008 se ha instalado un huerto semillero depurado o de generación

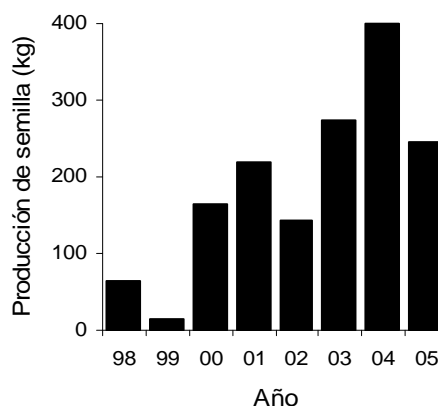


Figura 3. Evolución de la producción de semilla en el Huerto semillero de Sergude en el período 1998-2005.

1.5 donde están representados únicamente aquellos genotipos cuya descendencia se ha mostrado superior en los ensayos de progenie. El huerto, situado en A Braxe (A Coruña), ha sido propuesto para su catalogación como material controlado (Zas *et al.* 2008b).

En paralelo a la instalación de los huertos semilleros se establecieron los correspondientes ensayos de progenie, todos ellos con familias de polinización abierta. Con las primeras recogidas de material, en 1991 se instalaron dos ensayos provisionales en Brión y Rois (A Coruña) con 24 y 32 familias respectivamente. En 1994-95 se instaló una serie más completa de 5 ensayos de progenie con entre 78 y 111 familias distribuidos por la zona costera gallega, completada con 3 ensayos en el interior de Galicia establecidos en el año 2000. Finalmente en el año 2005, se estableció la última colección con todas las 116 familias en 7 ensayos de progenie establecidos en un gradiente costa – interior. La distribución de los distintos ensayos de progenie, huertos semilleros y árboles plus se presenta en la Figura 4.

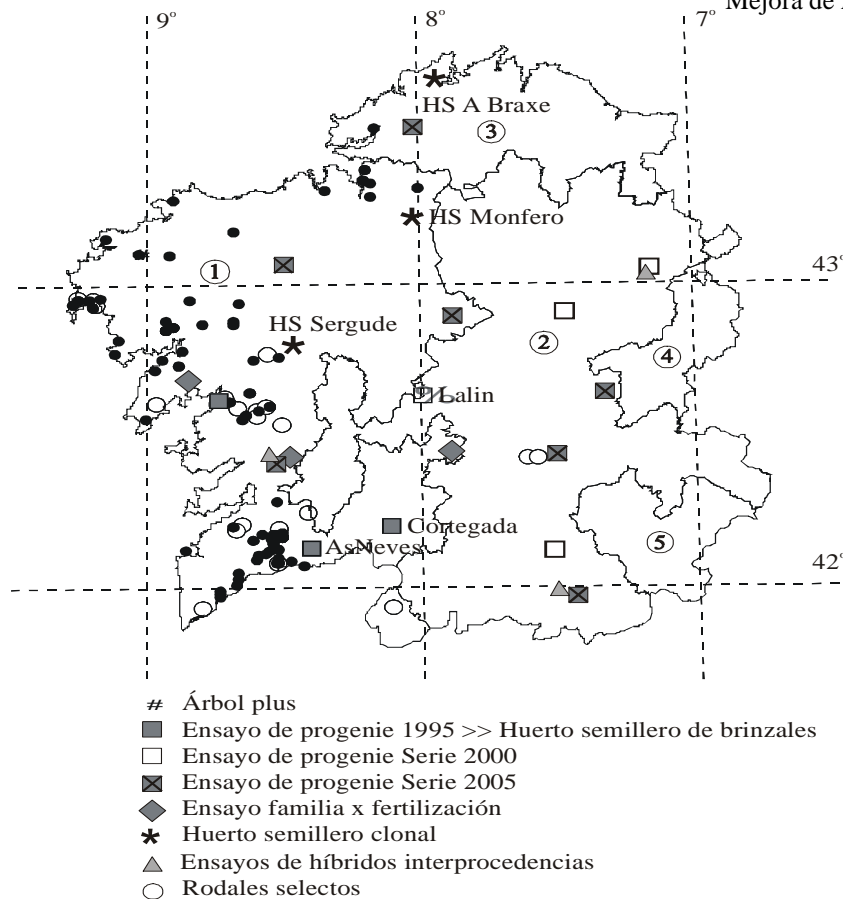


Figura 4. Dispositivo experimental del programa de mejora genética de *Pinus pinaster* en Galicia. Los números rodeados por un círculo indican las regiones de identificación y utilización de material forestal de reproducción.

Objetivos de mejora y obtención de parámetros genéticos

La evaluación de los ensayos de progenie ha permitido la estimación de distintos parámetros genéticos como la heredabilidad de distintos caracteres de interés o la correlación genética entre éstos o entre edades, así como cuantificar la relevancia de la interacción genotipo \times ambiente, la delineación de las zonas de mejora y la optimización de las estrategias de selección y cruzamiento. Asimismo, estos ensayos de progenie permiten cuantificar la superioridad materializada de las distintas familias, información útil para aclarar los huertos semilleros eliminando los peores clones, y conformar la nueva población de mejora donde seleccionar nuevos individuos para continuar con el proceso de

mejora. En la Tabla 1 se muestra un resumen de la estimación de la heredabilidad de distintos caracteres en la población de mejora de Galicia-Costa.

Los datos obtenidos inicialmente en los ensayos de progenie se han centrado en caracteres de crecimiento y forma. Las primeras evaluaciones a los 6 años de los ensayos instalados en el año 1991 en el área atlántica de Galicia indican el mayor crecimiento de las familias de mejora con respecto a la semilla comercial, con una ganancia en crecimiento de alrededor del 30% (Vega *et al*, 1997). La estimación de parámetros genéticos a los 8 años de edad en los ensayos instalados entre los años 1994 y 1995 en la zona costera en las localidades de As Neves, Lalín, Bamio y Cortegada indica que el crecimiento en

Tabla 1. Estimaciones de la heredabilidad individual (h_i^2) y familiar (h_f^2) para distintos caracteres y edades en la población de mejora de *Pinus pinaster* en Galicia-Costa.

Carácter	Edad	h_i^2	h_f^2	Referencia
Crecimiento				
Altura	Invernadero	0.16	0.72	1
	Vivero	0.48	0.96	2
	3	0.23-0.34	0.77-0.84	3*
	5	0.13-0.22	0.56-0.68	4
	8	0.17-0.33	0.65-0.78	5*
Diámetro	Invernadero	0.20	0.72	1
	3	0.11-0.13	0.66-0.71	3*
	8	0.10-0.17	0.49-0.62	5*
Biomasa total	Invernadero	0.15	0.50	1
Forma del fuste y ramosidad				
Rectitud del fuste	8	0.05-0.15	0.32-0.61	5*
Policiclismo	8	0.36-0.36	0.78-0.79	5*
Ángulo de inserción de ramas	8	0.11-0.35	0.52-0.79	5*
Longitud del entrenudo	8	0.21-0.27	0.67-0.74	6
Número de ramas	8	0.04-0.10	0.26-0.47	6
	Invernadero	0.14	0.49	1
Susceptibilidad a enfermedades y plagas				
<i>Hylobius abietis</i>	1	0.11-0.23	0.64-0.80	7
<i>Armillaria ostoyae</i>	3	0.08	0.35	8*
<i>Fusarium oxysporum</i>	2-3	0.10-0.13	0.53-0.73	9*

Referencias 1: (Zas y Fernández-López, 2005), 2: (Zas et al, 2005a), 3: Martíns 2007, 4: Zas, no publicado, 5: (Zas, 2006b), 6: (Zas et al, 2004a), 7: (Zas et al, 2005b), 8: (Zas et al, 2007b), 9: Martíns et al, 2008.

altura, el policiclismo, la longitud media del entrenudo y el ángulo de inserción de ramas muestran heredabilidades individuales moderadas y son susceptibles de mejora por selección recurrente (Zas *et al.*, 2004a). Otros caracteres como la rectitud, inclinación, bifurcación, crecimiento diametral y número y tamaño de ramas muestran heredabilidades familiares moderadas. La eliminación de los peores parentales del huerto basándose en el comportamiento de sus progenies generará, por tanto, un aumento en la ganancia genética esperada (Zas *et al.*, 2004a).

Interacción genotipo x ambiente

De la evaluación de estos últimos ensayos también se desprende una importante interacción genotipo x ambiente (GxE) en la mayoría de los caracteres evaluados, con un comportamiento familiar relativo especialmente sensible a la variación ambiental. Aunque los cuatro ensayos de progenie se sitúan sobre la zona costera de Galicia y no muestran unas diferencias ambientales excesivamente patentes, el comportamiento relativo del material de mejora varió substancialmente de ensayo a ensayo. En ciertos caracteres como el

crecimiento volumétrico, la varianza debida a la interacción duplicó a la varianza familiar y las correlaciones genéticas entre ensayos (correlación tipo B) resultaron muy bajas, incluso negativas para algún par de ensayos (Zas *et al.*, 2004b). Ante una interacción GxE cuantitativamente tan relevante, algunos autores recomiendan la subdivisión del área de mejora en zonas homogéneas donde la incidencia de la interacción no sea tan acusada (e.g. Eriksson y Ekberg, 2001). Sin embargo, esta solución no parece la más acertada para nuestro caso ya que los resultados de los cuatro ensayos de progenie no permiten identificar subzonas ambientalmente homogéneas dentro del área costera que puedan caracterizarse y delimitarse fácilmente. Además, la regionalización del área costera supondría un importante obstáculo económico y operativo tanto para el desarrollo del plan de mejora como para la utilización del material mejorado en repoblación. Por otra parte, los resultados de los ensayos de progenie en campo (Zas *et al.*, 2004b) y en invernadero (Zas y Fernández-López, 2005) revelaron que la elevada interacción GxE observada se debe a un reducido número de progenies especialmente sensibles a la variación ambiental. La eliminación de tan sólo el 10% de las familias más interactivas en los ensayos reduce el impacto de la interacción GxE a niveles aceptables y manejables. Por ello, la solución más eficiente para lidiar con la fuerte interacción GxE, es considerar en los procesos de selección la estabilidad genotípica del material y eliminar del programa el material más sensible a la variación ambiental (Martíns *et al.*, 2008b; Zas y Fernández-López, 2005; Zas *et al.*, 2004b).

El problema de inestabilidad en los ensayos de progenie

Un defecto común asociado a *Pinus pinaster* es la sinuosidad de sus fustes. La

rectitud del tronco es una de las características más críticas para la producción de madera de calidad de *P. pinaster*. Con un alto control genético (Pot *et al.*, 2002), es uno de los objetivos más importantes en los programas de mejora de esta especie (Sierra de Grado *et al.*, 2007). Dicha característica depende no sólo de factores fisiológicos internos sino que se ve afectada por la existencia de diversos factores externos y la capacidad de reacción ante los mismos (Lario y Ocaña, 2004; Sierra de Grado *et al.*, 2007). Aunque en la población de mejora se ha observado variación genética en la rectitud del fuste (Zas *et al.*, 2004a) (Tabla 1), su evaluación está comprometida por un problema de inestabilidad en los ensayos de progenie derivado de un problema de anclaje de las plantas cultivadas en contenedor autorrepicante. Como consecuencia, y mientras el sistema radical no se desarrolla, las plantas se inclinan fácilmente ante episodios de viento, generando importantes curvaturas en la base de los troncos. Este efecto, ampliamente observado en los ensayos de progenie iniciales, condiciona en cierta medida la evaluación genética de la rectitud. Así, la inclinación y sinuosidad observada debe ser interpretada como la suma de la susceptibilidad a la inclinación y la capacidad de reenderezamiento, variables que en otros estudios han mostrado un alto control genético a nivel poblacional (Sierra de Grado *et al.*, 2005).

Para evitar estos problemas, en las siguientes colecciones de ensayos de progenie se utilizó planta cultivada con un sistema de cultivo alternativo que evita el autorrepicado de la raíz principal y las consiguientes deformaciones del sistema radical (López-Rodríguez, 2006; Zas *et al.*, 2005a). La nueva colección, instalada en 2005 sobre un gradiente costa-interior (Figura 4) servirá de apoyo para completar los estudios del material de la zona costera,

si bien su objetivo fundamental es estudiar la viabilidad del material genético costero en la zona interior de Galicia (ver apartado III más adelante). Esta nueva colección se presenta como un excelente dispositivo experimental para perfilar el grado de control genético de la rectitud, minimizando al máximo las causas externas que acentúan la susceptibilidad a la inclinación por falta de anclaje.

Heterogeneidad espacial

En los ensayos de progenie originales se ha observado una elevada heterogeneidad espacial a pequeña escala que condiciona el uso de las técnicas de estadística convencional (Zas, 2006a, b, 2008; Zas *et al.*, 2007). Este problema, frecuente en ensayos de agronomía y ecología, es especialmente relevante en los ensayos genéticos forestales, cuyo elevado tamaño dificulta la subdivisión en bloques ambientalmente homogéneos. En el caso concreto de los ensayos de progenie de *P. pinaster* establecidos en Galicia, la irregularidad topográfica y edáfica de los terrenos de los sitios de ensayo y el elevado tamaño de los mismos, consecuencia inevitable del gran número de familias testadas y el amplio marco de plantación utilizado (3×2 ó 3×3 m), conlleva bloques internamente heterogéneos y a una fuerte autocorrelación espacial en la mayoría de las variables estudiadas (Zas *et al.*, 2008). En estas condiciones, los diseños experimentales convencionales, como el diseño de bloques completos al azar (BCA) o incluso los diseños de bloques incompletos (BI), pueden resultar insuficientes para absorber la variación ambiental a pequeña escala (de la Mata *et al.*, 2008a, b). En particular, en los ensayos de progenie de 1994-95, establecidos bajo un diseño de BCA con unidades experimentales de 5 plantas contiguas, el análisis convencional de distintas variables espacialmente autocorrelacionadas resultó

claramente ineficiente, siendo necesario recurrir a técnicas de análisis espacial para su correcto análisis (Zas, 2006b). Las estimaciones de los componentes de la varianza, heredabilidad y valores de mejora, así como la precisión de estas estimaciones resultó substancialmente diferente cuando se consideraba la autocorrelación espacial en los análisis, quedando patente la necesidad del uso de técnicas de ajuste, hoy en día disponibles en la mayoría de paquetes estadísticos (Zas, 2006b). Como se describe más adelante, la estructura espacial de las variables dependientes también afectó de forma notable a los procesos de selección en los ensayos de progenie de cara a su conversión en huertos semilleros de brinzales (Zas, 2008b).

Como consecuencia de todos estos estudios, la nueva colección de ensayos de progenie establecida en 2005 y a la que nos referiremos en el apartado III, se estableció con un diseño de bloques incompletos resoluble, donde al reducir el tamaño de los bloques se mejora de forma notable la eficiencia del diseño experimental (de la Mata *et al.*, 2008a, b).

Correlación juvenil-adulto

Como en todo programa de mejora genética de especies arbóreas, el mayor impedimento operativo es el excesivo tiempo necesario para una evaluación fidedigna del material. El fin último de un programa de mejora es siempre mejorar determinadas características de interés a la edad de turno y, en este sentido, las evaluaciones debieran retrasarse hasta este momento. Al manejar especies arbóreas, donde el período de rotación es de varias décadas, los procesos de evaluación y selección se adelantan a edades más tempranas, donde, alcanzada la fase de madurez ontogénica, la correlación con el comportamiento a la edad del turno es suficientemente razonable. En el caso de *P. pinaster*, y según los trabajos realizados en

Francia, se considera la edad de 8 años como un momento óptimo para la evaluación de los ensayos de progenie y los procesos de selección derivados (e.g. Kremer y Lascoux, 1988).

Sin embargo, 8 años puede ser demasiado tiempo, siendo muy deseable adelantar al máximo las evaluaciones, acelerando el proceso de mejora y aumentando la ganancia obtenida por unidad de tiempo. Pero para que un sistema de evaluación temprana sea eficaz es preciso que exista una buena correlación juvenil – adulto (JA) que garantice que los resultados juveniles sean representativos de lo que ocurre a edades maduras. En el caso del programa de mejora de *P. pinaster* de Galicia, las correlaciones entre el comportamiento en invernadero bajo distintos regímenes de nutrición y disponibilidad de agua y el comportamiento en campo a los 8 años resultaron muy bajas e incluso negativas (Zas *et al.*, 2004c). Desafortunadamente, no se pudo detectar ningún carácter ni ningún ambiente juvenil que generase correlaciones suficientemente aceptables como para poder utilizar las evaluaciones tempranas en los procesos de selección. En un estudio más amplio, utilizando todas las familias de primera generación y cultivando las plantas en vivero en ambientes más naturales, las correlaciones vivero – campo fueron de nuevo muy bajas (Zas *et al.*, 2005a). Sin embargo, a pesar de estos desalentadores resultados, es fundamental continuar estudiando al respecto ya que un sistema eficaz de evaluación temprana supondría un gran avance para el programa. La posibilidad de establecer estrategias de selección en dos etapas, eliminando los peores genotipos o familias en vivero antes del establecimiento de los ensayos de campo, reduciendo así el tamaño y coste de éstos, es especialmente interesante en Galicia (Zas *et al.*, 2004c), donde encontrar sitios de ensayo de buena calidad y

suficientemente grandes y homogéneos es muy difícil (Zas *et al.*, 2008a).

Huertos semilleros. Instalación y gestión

Los huertos semilleros son el principal sistema de producción de semilla para suministrar material de reproducción mejorado. En el programa de mejora de *P. pinaster* en Galicia-Costa, existen actualmente los tres huertos semilleros de primera generación o generación 1,5 anteriormente citados, creados a partir de los árboles plus seleccionados en monte.

En general, los clones representados en los huertos se han mostrado altamente floríferos (hasta 150 estróbilos femeninos por árbol (Merlo, 2001)) y entre ellos presentan una alta sincronización reproductiva (Zas *et al.*, 2003, Torres, 2003). En la cosecha del huerto de más edad, el número efectivo se estimó en 49 clones (42% de los incluidos en el huerto, Merlo y Fernández-López, 2004). Actualmente, en dicho huerto la cosecha de semilla ronda los 200 kg año⁻¹, si bien la variación anual es importante (Merlo *et al.*, 2005a)(Figura 3).

Las técnicas de inducción floral mediante inyección de giberlinas y fertilización, no se han mostrado muy efectivas probablemente debido a la alta capacidad florífera de los árboles del huerto y los altos niveles de nitrógeno en el suelo. Por otro, las podas de conformación de copas permiten mantener en 5 m la altura del árbol aumentando en la parte baja de la copa el número de estróbilos femeninos emitidos (Merlo, en preparación) y conseguir una producción estable a medio plazo.

Uno de los principales problemas de los huertos semilleros son las enfermedades y plagas asociadas a los mismos, que repercuten directamente en la cosecha. En los últimos años, los daños ocasionados por perforadores de piñas en el huerto semillero

de Sergude se han vuelto muy importantes y difíciles de controlar (Merlo *et al*, 2005a). Posteriormente la detección del hongo *Fusarium circinatum* Neirenberg & O'Donnell, ha ocasionando la cuarentena del mismo como fuente de material forestal de reproducción.

Selección, mejora y ganancia genética

A partir del dispositivo existente y en función de los resultados obtenidos se están llevando a cabo dos tipos de selección que buscan aumentar la ganancia acumulada. Los dos tipos de selección utilizados, a los que nos referiremos más adelante, son la selección hacia atrás de los parentales de la población inicial (*Backward selection*) y la selección hacia delante sobre las progenies de dicha población inicial (*Fordward selection*). Estas selecciones conducirán a una ganancia en la población de mejora y en la de producción, que habrá que sumar a la ganancia generada por la selección inicial de los árboles plus originales.

La superioridad del material de primera generación ha sido ampliamente demostrada tanto en ensayos en vivero (López-Rodríguez, 2006; Zas *et al*, 2005a) como en invernadero (Zas y Fernández-López, 2005) y en evaluaciones tempranas de distintas colecciones de ensayos (Martíns *et al*, 2008b; Vega *et al*, 1997). En la Figura 5 se muestra la superioridad del material de mejora respecto a los testigos comerciales, con ganancias que varían entre el 3 y el 17%, llegando a alrededor del 30% en las evaluaciones de los primeros ensayos provisionales de Rois y Brión (Vega *et al*, 1997).

Backward selection o selección hacia atrás de parentales

Tras las evaluaciones de los ensayos de progenie ha sido posible conocer el valor de mejora de cada uno de los genotipos. Este valor lo define la superioridad de su descendencia respecto a la media (aptitud

general combinatoria) y en función de ella se propone una selección de parentales con dos objetivos: eliminar los peores genotipos de los huertos semilleros para conseguir una ganancia sobre el material forestal de reproducción y seleccionar una población élite que cruzaremos de manera controlada para obtener nuevo material élite de segunda generación.

Para depurar los huertos semilleros y obtener una semilla de mayor valor genético, se ha propuesto eliminar los parentales considerando la rectitud y longitud del entrenudo (caracteres con heredabilidad familiar de 0.53 y 0.80 respectivamente). Así, se han seleccionado 78 genotipos de los 116 existentes en los huertos. La depuración se aplicó al nuevo huerto *depurado* instalado en 2008 (Tabla 2) propuesto para su catalogación como material de base *controlado*. Los huertos semilleros originales (Sergude y Monfero) serán reservados como bancos de germoplasma y se mantendrán con todos los genotipos. Para conseguir una ganancia en la calidad de la semilla de estos huertos, se propone recoger la piña de manera selectiva sobre los 78 genotipos superiores. Este método se trata de un método de selección materna que genera ganancias significativas (2-6%) respecto al lote completo del huerto (Merlo *et al*, 2005b).

Por otro lado, se han seleccionado 8 parentales élite cuya descendencia mostró excelente rectitud en todas las parcelas, ausencia de bifurcación, baja ramosidad, y entrenudos largos. Estos genotipos, con una escasa diversidad pero alto nivel de ganancia, se han cruzado entre sí mediante polinización controlada para obtener familias de hermanos completos. La inclusión de nuevos parentales y la realización de nuevos cruzamientos permitirá obtener una base genética suficiente para conseguir una población élite con grandes niveles de ganancia.

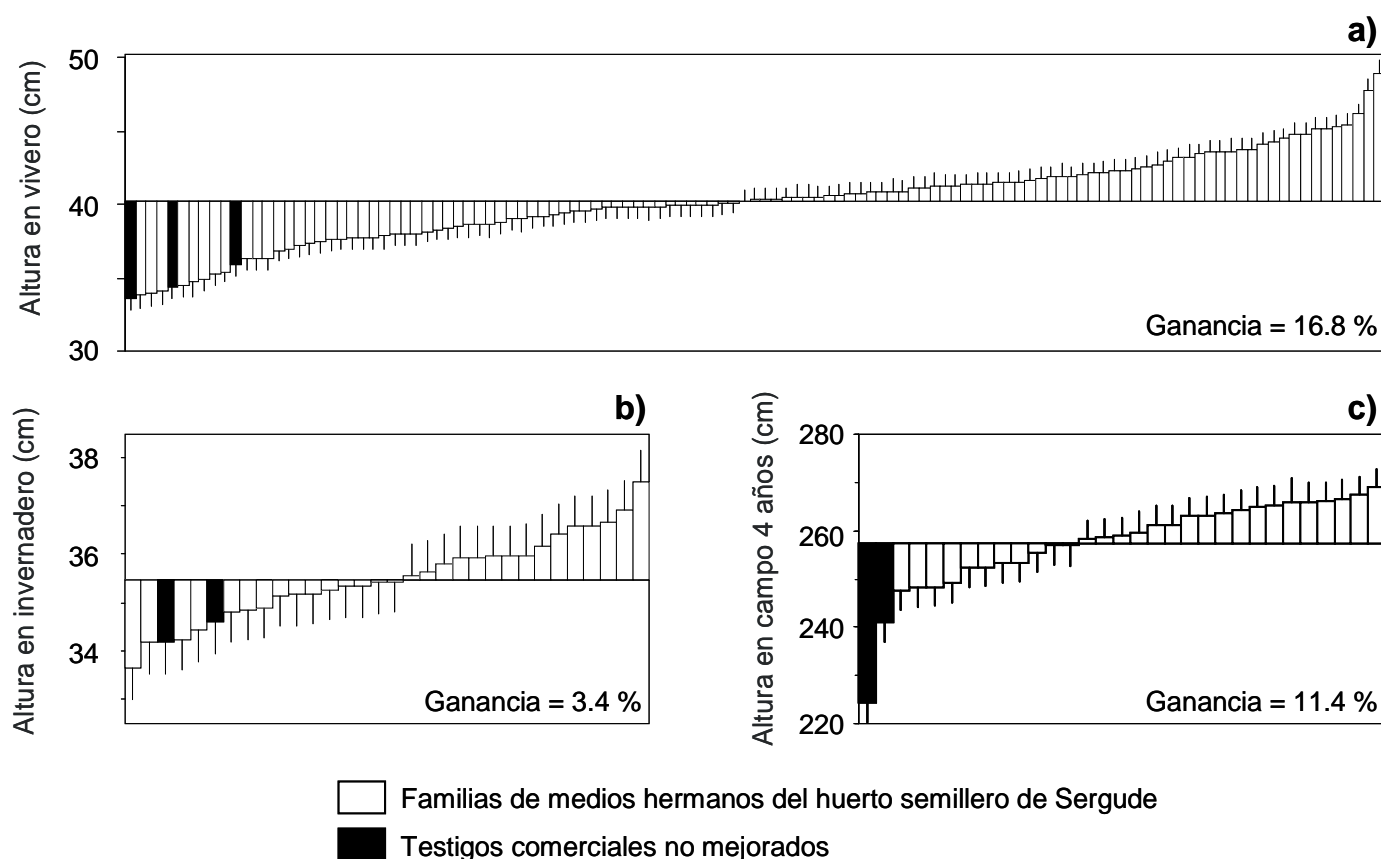


Figura 5. Superioridad en crecimiento de las familias de medios hermanos de primera generación del huerto semillero de Sergude frente a testigos comerciales no mejorados, evaluados (a) en vivero (Zas et al, 2005a), (b) en invernadero (Zas y Fernández-López, 2005), y (c) en campo 4 años después de la plantación (Martins et al, 2008b). En cada caso se expresa la ganancia genética (%) del material mejorado.

Fordward selection o selección hacia delante

En este caso, la selección no se realiza sobre los parentales sino sobre los descendientes de éstos, representados en los ensayos de progenie. Este tipo de selección se orienta tanto a la propuesta de una población de producción como a la creación de una nueva población de mejora de segunda generación.

Se ha propuesto convertir los ensayos de progenie adultos (1994-95) en huertos semilleros de brinzales tras el oportuno aclareo genético (Tabla 2). Esto permitirá abastecer la fuerte demanda de semilla de los últimos años y paliar la escasez de material de base para la producción de material forestal de reproducción. El método de selección ideal no sólo

optimizará la ganancia sin disminuir en exceso la variabilidad genética, sino también generará una distribución espacial de los árboles seleccionados lo más aleatoria o regular posible para favorecer el intercrucamiento equilibrado entre los árboles seleccionados. Para este aclareo sólo se considera el crecimiento, proponiendo la eliminación en cada ensayo de los peores individuos hasta dejar una densidad de alrededor de 270 pies ha^{-1} ($\sim 6 \times 6$ m). La fuerte autocorrelación espacial del crecimiento hace completamente imprescindible la utilización de técnicas de ajuste espacial previa a la selección de individuos sobresalientes (Zas, 2008b). El método de selección más adecuado depende de la estructura espacial en cada ensayo, siendo preferible utilizar métodos de selección combinada en algunos casos y

Tabla 2. Población de producción de semilla actual y prevista en el programa de mejora de Galicia-Costa.

Material	Selección	Sup. (ha)	Producción (Kg)	Instalación	Inicio de la producción de semilla
<i>Huerto semillero clonal de Sergude (A Coruña)</i>					
116 árboles plus seleccionados por crecimiento, forma y ramosidad en masas naturales de Galicia-Costa. Recogida selectiva sobre los 78 clones superiores (selección materna).		3.5	200-250	1991	1995
<i>Huerto semillero clonal de Monfero (A Coruña)</i>					
116 árboles plus seleccionados por crecimiento, forma y ramosidad en masas naturales de Galicia-Costa. Recogida selectiva sobre los 78 clones superiores (selección materna) o eliminación de los clones descartados.		3.5	150-200	1997	2004
<i>Huerto semillero clonal de A Braxe (A Coruña)</i>					
78 los 116 clones originales seleccionados mediante selección familiar (33%) en función de caracteres de rectitud y crecimiento.		10	300-350	2008	2011
<i>Huertos semilleros de brinzales en AsNeves, Cortegada y Lalín (Pontevedra, Ourense)</i>					
Ensayos de progenie aclarados genéticamente mediante selección combinada (30%) por crecimiento utilizando técnicas de análisis espacial.		15	500-600	1995 (aclarado en 2009-10?)	2008
<i>Huerto semillero de 2ª generación</i>					
150 Individuos superiores seleccionados en los ensayos de progenie de primera generación mediante selección individual basada en calidad de madera + selección familiar por rectitud y crecimiento.		5	300-350	?	?

selección familiar + intrafamiliar (F+WFS) en otros (Zas, 2008b). Las ganancias en estos huertos de brinzales, cuya superficie total se acercaría a las 15 ha, se estiman entre el 3.3 y el 7.5% en relación a la semilla de los huertos de primera generación.

Como material de mejora de segunda generación, para continuar el ciclo de mejora, está prevista la selección de 50-100 árboles superiores en cada uno de los tres ensayos de progenie remanentes de la colección de 1994-95 utilizando índices de selección que consideren caracteres de crecimiento, ramosidad, y calidad de

madera, así como la información familiar en relación a la rectitud obtenida en la nueva colección de ensayos de 2005. Dichos genotipos serán clonados para crear los nuevos huertos clonales de segunda generación. Asimismo, se obtendrá semilla para establecer los correspondientes ensayos de progenie, iniciando de nuevo el ciclo de selección recurrente. También se contempla la posibilidad de establecer cruzamientos controlados entre los mejores individuos con el fin de aprovechar no solo la variación genética aditiva sino también la aptitud específica combinatoria en todos los caracteres anteriores.

III. Alternativas de mejora para la zona interior de Galicia

Aunque Galicia se conoce como la esquina verde de España, no todo el territorio gallego encaja en esta definición, pudiéndose distinguir dos zonas bioclimáticas claramente diferentes. La zona costera con influencia atlántica, altas precipitaciones, escasa sequía estival, y baja oscilación térmica contrasta con la zona interior, especialmente en el SE e interior de la provincia de Ourense y en particular en los valles del Sil y del Miño, donde se observa una marcada influencia mediterránea. El clima allí es más severo con menor precipitación, mayor oscilación térmica y una fuerte sequía estival.

P. pinaster está presente y es ampliamente utilizado en ambas zonas si bien las masas existentes en ellas son marcadamente distintas, con importantes diferencias en el patrón de crecimiento entre las dos ecoregiones (Alvarez-Gonzalez *et al*, 2005). La posibilidad de iniciar un programa de mejora clásico en esta zona, similar al descrito para la zona costera, está comprometida no sólo por la escasez de masas e individuos de suficiente calidad como para conformar la población base, sino por el carácter desconocido, probablemente foráneo, de muchas de las masas existentes en la zona, con un comportamiento bastante inferior a la población autóctona de la costa.

Viabilidad del material costero en la zona interior

Ante esta circunstancia, una de las primeras preguntas a resolver está relacionada con la versatilidad del material costero para su uso en la zona interior. Aunque poco probable, el material costero, o al menos parte de él, podría mostrar cierta adaptabilidad a las condiciones más xéricas y temperaturas más extremas del interior de Galicia. Esta falta de optimismo radica en los resultados

de distintos ensayos de procedencia, donde el comportamiento de las procedencias atlánticas destaca únicamente en los sitios de buena calidad y climas más suaves, pero es ampliamente superado por procedencias de origen nemoromediterráneo en zonas más desfavorables con climas de tendencia mediterránea (Alia *et al*, 1995; Alía *et al*, 2001; Alia *et al*, 1997).

Sin embargo, los resultados de la serie de ensayos establecida en el año 2000 indican que tanto el material de mejora costero como el material de mejora de Australia Occidental incluido en los ensayos se comportan razonablemente bien en la zona interior de Galicia, mostrándose superiores a otras procedencias mediterráneas (de la Mata y Zas, en preparación). Estos resultados coinciden con los resultados iniciales de la serie de ensayos de 2005, con cuatro ensayos en la RIU 2 (zona interior) y tres en las RIUs 1 y 3 (zona costera). Aunque los resultados son todavía muy preliminares (los ensayos sólo tienen dos años de edad) el comportamiento del material de mejora en relación a los testigos indica que el material costero muestra una buena adaptación a condiciones de sequía pero peor en condiciones de frío invernal (de la Mata *et al*, en preparación). Sin embargo, en el ensayo familia × fertilización instalado en la zona interior, el material identificado de la procedencia local mostró un crecimiento y supervivencia sensiblemente superior (Martíns *et al*, 2008b). A su vez, el estudio de la interacción GxE en los ensayos de progenie de 1994-95 identificó al sitio de ensayo de tendencia más mediterránea (Cortegada, Ourense) como el más interactivo (Zas *et al*, 2004b), sugiriendo que el comportamiento diferencial del material de mejora costero no se mantiene entre las dos zonas geográficas y que los procesos de selección y mejora deben de ser independientes para cada zona. Sin

embargo, como ya se ha comentado, sólo un escaso porcentaje de familias especialmente sensibles a la variación ambiental contribuyó significativamente a la interacción, y es esperable que determinadas familias estables puedan ser utilizadas como material forestal de reproducción o como material de mejora en la zona interior.

Hibridaciones interprocedencia

Durante los últimos años se ha iniciado una línea de creación de híbridos interprocedencia de *P. pinaster*. El objetivo de esta línea de estudio es encontrar una combinación híbrida entre el material de mejora Galicia-costa y otras procedencias de la misma especie, que permita ampliar el rango de utilización y conseguir mayor estabilidad de comportamiento frente a distintas calidades de estación. Se han obtenido variedades híbridas mediante el cruzamiento de Galicia Costa con las procedencias Soria-Burgos, Cuenca, Córcega, Landas y Galicia interior. La evaluación del comportamiento de estos materiales híbridos en las condiciones climáticas de Galicia interior, servirá para determinar una posible vía de desarrollo de un programa de mejora en esta zona.

La polinización controlada para la obtención de estos híbridos se desarrolló con éxito en 2004 aunque se observó una incompatibilidad al cruzamiento muy alta entre aquellas procedencias más distantes y especialmente entre Galicia-Costa y Cuenca. La capacidad germinativa y el desarrollo inicial de las plántulas muestra, a su vez, diferencias significativas, esbozando a este nivel ciertas apariencias de vigor híbrido en crecimiento para las procedencias híbridas de Galicia-Costa × Córcega y Galicia-Costa × Landas (de la Mata *et al*, en preparación)

La incompatibilidad de cruzamiento,

posiblemente debida a una incompatibilidad genética y fisiológica (de la Mata *et al*, 2006), ha provocado que se consiga muy poco material y ha hecho necesario la amplificación del mismo mediante clonación. Para ello, se ha puesto a punto la técnica de estaquillado juvenil en cascada de plántulas jóvenes de este material híbrido de *pinaster*, alcanzándose un 85% de porcentaje de enraizado (Varela, 2007). Un estudio del sistema radical de estas estaquillas ha permitido apreciar diferencias significativas en el desarrollo del sistema radical de las poblaciones sintéticas respecto a la población natural.

Uno de los objetivos de esta línea es probar la adaptación a la sequía de las poblaciones híbridas creadas, frente a las naturales de Galicia, intentando combinar el crecimiento, la rectitud y la adaptación a condiciones extremas. Los resultados preliminares de un ensayo de sequía muestran que, en condiciones de sequía, el ritmo de crecimiento de ciertas procedencias híbridas es semejante al de las poblaciones naturales con riego continuo (de la Mata *et al*, en preparación). En el año 2007 se instalaron en campo 3 ensayos con dicho material clonal híbrido, para continuar con la evaluación del mismo en condiciones reales de uso (Figura 4).

IV. Nuevas líneas de actuación

En paralelo a los trabajos clásicos del programa de mejora, se están abriendo nuevas líneas de estudio para obtener una mejor caracterización del material de mejora intentando buscar explicación a ciertas circunstancias observadas en los ensayos de campo y poniendo a punto técnicas que van a permitir incorporar nuevos parámetros de selección en el programa de mejora de esta especie tanto en costa como en interior.

Eficiencia nutricional

A raíz de los resultados de interacción GxE observados en los primeros ensayos de progenie, se está realizando un importante esfuerzo para evaluar y caracterizar la variabilidad genética en plasticidad fenotípica del material de mejora. Teniendo en cuenta que la nutrición es uno de los factores más críticos que regulan la calidad de estación y modulan la productividad de las plantaciones de pinos en Galicia (e.g. Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2002), este esfuerzo se centró en el análisis de la interacción genotipo x nutrición (GxN), estableciéndose diversos ensayos factoriales familia x fertilización tanto en invernadero (Zas y Fernández-López, 2005, Martins *et al.* en preparación) como en campo (Martins *et al.*, 2008b) (Figura 4). La incidencia de la interacción GxN resultó cuantitativamente importante en ambos, y el comportamiento del material varió substancialmente ante condiciones nutricionales satisfactorias o limitantes. Los resultados de estos trabajos también abren las puertas a la posibilidad de mejorar genéticamente la eficiencia nutricional con que las plantas absorben y utilizan los nutrientes para crecer. La mejora de la eficiencia del uso del fósforo como alternativa a la necesidad de fertilizantes podrá ser también explotada mediante la creación de un nuevo núcleo de mejora.

Resistencia a plagas y enfermedades

Aunque el estado sanitario de *P. pinaster* en Galicia es en general bueno y no hay ninguna plaga o enfermedad especialmente relevante, todo programa de mejora debe asegurar una buena resistencia del material y evitar que los procesos de selección y mejora de otros caracteres repercutan negativamente sobre la sensibilidad a organismos patógenos. El conocimiento de la variación genética y las posibilidades de mejora de la resistencia a organismos patógenos puede, a su vez, ser de gran

utilidad para enfrentarse a nuevas patologías que en el futuro puedan poner en peligro la sanidad de las masas de esta especie. La amenaza reciente del peligroso hongo *F. circinatum* es un claro ejemplo (Landeras, 2005).

La infección natural de ciertas patologías en algunos de los ensayos de progenie descritos anteriormente se presenta como un marco ideal para estudiar la variación genética de la resistencia del material de mejora frente a distintos agentes patógenos. Así, se ha observado una importante variación genética en la susceptibilidad a *Hylobius abietis* L., un curculiónido descortezador que puede ocasionar graves daños en el regenerado de segundas rotaciones (Sampedro y Zas, 2005; Zas *et al.*, 2005b); en la susceptibilidad a *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink, hongo patógeno del suelo ampliamente extendido por Galicia (Zas *et al.*, 2007); o en la susceptibilidad a *Fusarium oxysporum* Schlecht., patógeno común en los viveros forestales pero que también puede ocasionar daños en plantaciones jóvenes en campo (Martins *et al.*, 2008a). La variación genética observada parece estar relacionada con la variación en la densidad y tamaño de los canales resiníferos constitutivos e inducidos (Moreira *et al.*, 2008a, b), así como con el contenido de fenoles foliares (Rodríguez-Morales, 2008) y de oleoresina (Blanco, 2008).

A su vez, se ha observado una correlación genética positiva entre el crecimiento y la susceptibilidad a determinados patógenos, así como una mayor susceptibilidad del material de primera generación del huerto semillero de Sergude respecto a los testigos comerciales no mejorados (Zas *et al.*, 2005b). Estos resultados, también observados por otros autores (e.g. Kleinhentz *et al.*, 1998), alertan de posibles efectos colaterales de la mejora del crecimiento, que deberán ser seguidos con

detalle con el fin de evitar un aumento del riesgo fitosanitario al avanzar en el programa de mejora. Aunque los resultados al respecto son todavía provisionales, la importante variación genética observada facilitará la inclusión de criterios de resistencia a enfermedades y plagas en los procesos de selección del programa.

Calidad de madera

Dada la baja calidad de madera existente en nuestras masas y la relación desfavorable entre ésta y el crecimiento en *P. pinaster* (Pot *et al*, 2002), se considera necesario incluir parámetros de calidad de madera en el programa de mejora de esta especie en Galicia, según se recomienda para las principales especies de crecimiento rápido en Europa (Rozenberg *et al*, 2001).

En el caso de *P. pinaster*, los parámetros que más van a afectar a la calidad del producto final son, junto con la rectitud de fuste y la ramificación, la homogeneidad de densidad de madera y la rigidez (Pot *et al*, 2002). Está previsto medir dichos parámetros en la serie de ensayos de progenie instalados en 1994-1995 sobre aquellas familias previamente seleccionadas por crecimiento. Para la medición se

utilizarán diferentes métodos no destructivos (microdensitometría de rayos X, resistógrafo, martillo sónico) que se están poniendo a punto actualmente para otras especies en el CIS Madera .

Agradecimientos

El programa de mejora de *P. pinaster* en Galicia se ha desarrollado bajo múltiples fuentes de financiación, entre las que destacan las distintas propuestas del Plan de Mejora de Galicia y los proyectos INIA RTA2-109 e INIA RTA5-173 más recientes. En el programa han participado multitud de personas del Centro de Investigaciones Forestales de Lourizán, desde Guillermo Vega y Josefa Fernández López en la dirección, hasta Ricardo Ferradás, Mariano Arnedo, José Vázquez y Jose María Mendaña en los viveros. Pero éstos no son sino unos pocos ejemplos de todas las personas que en alguna medida han colaborado en el programa y cuya ayuda es preciso agradecer. Citar aquí todos los nombres del personal investigador, de laboratorio y de campo que han participado en el programa alargaría en exceso este apartado.

Referencias Bibliográficas

- Alia, R.; Gil, L.; Pardos, J.A. 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. provenances on 5 locations in central Spain. *Silvae Genetica* 44(2-3): 75-81.
- Alía, R.; Martín, S.; De Miguel, J.; Galera, R.; Agúndez, D.; Gordo, J.; Catalán, G.; Gil, L. 1996. Las regiones de procedencia de *Pinus pinaster* Ait. OA de Parques Nacionales. DGCONA, Madrid, 75 p.
- Alía, R.; Moro, J.; Denis, J.-B. 2001. Ensayos de procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en el centro de España: resultados a la edad de 32 años. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 10(2): 333-354.
- Alia, R.; Moro, J.; Denis, J.B. 1997. Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. *Canadian Journal of Forest Research* 27(10): 1548-1559.
- Alvarez-Gonzalez, J.G.; Ruiz-Gonzalez, A.D.; Rodriguez-Soalleiro, R.; Barrio-Anta, M. 2005. Ecoregional site index models for *Pinus pinaster* in Galicia (northwestern Spain):. *Annals of Forest Science* 62: 115-127.
- Álvarez, P.; Rosa, E.; Vega, P.; Vega, G.; Rodríguez, R. 2001. Viveros forestales y uso de planta forestal en repoblación en Galicia. En: III Congreso Forestal Nacional, Granada. pp. 232-238.
- Álvarez, P.A.; Vega, P.; Rodríguez-Soalleiro, R.; Vega, G. 2005. Influencia de las líneas de ayudas a la reforestación en la actividad repobladora y especies empleadas en Galicia. En: IV Congreso Forestal Nacional, Zaragoza.
- Blanco, D. 2008. Canales resiníferos en juveniles de *Pinus pinaster*. Efecto de la disponibilidad de fósforo en las defensas constitutivas e inducidas con metil jasmonato. Proyecto Fin de Carrera. EPS Lugo. Universidad de Santiago.
- Bucci, G.; Gonzalez Martinez, S.C.; Le Provost, G.; Plomion, C.; Ribeiro, M.M.; Sebastiani, F.; Alia, R.; Vendramin, G.G. 2007. Range-wide phylogeography and gene zones in *Pinus pinaster* Ait. revealed by chloroplast microsatellite markers. *Molecular Ecology* 16: 2137-2153.
- De la Mata, R.; Merlo, E.; Zas, R. 2006. Seed and cone traits in a polycrossing hybrids populations of maritime pine. Indicators of hybridization viability. International meeting on population genetics and genomics of forest trees: from gene function to evolutionary dynamics and conservation. Madrid Octubre 2006.
- De la Mata, R.; Zas, R.; Merlo, E. 2008a. Control de la autocorrelación espacial mediante diseños experimentales y métodos de análisis espacial en ensayos de progenie de *Pinus pinaster*. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 24: 33-38.
- De la Mata, R.; Zas, R.; Merlo, E. 2008b. Eficiencia estadística de diseños experimentales de bloques incompletos para el análisis de variables espacialmente autocorrelacionadas. En: Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones. (Maestre, F., Escudero, A., Bonet, A., eds). Universidad Rey Juan Carlos, Asociación Española de Ecología Terrestre y Caja de Ahorros del Mediterráneo, pp. 762-777, Madrid, Spain.
- DGCN 2002. Tercer Inventario Forestal Nacional 1997-2006: Galicia. Ministerio de Medio Ambiente, Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid, Spain.
- Eriksson, G.; Ekberg, I. 2001. An Introduction to Forest Genetics. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 166 p.

- Kleinhentz, M.; Raffin, A.; Jactel, H. 1998. Genetic parameters and gain expected from direct selection for resistance to *Dioryctria sylvestrella* Ratz. (Lepidoptera: Pyralidae) in *Pinus pinaster* Ait., using a full diallel mating design. *Forest Genetics* 5(3): 147-154.
- Kremer, A.; Lascoux, D.M. 1988. Genetic architecture of height growth in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Silvae Genetica* 37(1): 1-8.
- Landeras, E., García, P., Fernández, Y., Braña, M. 2005. Outbreak of pitch canker caused by *Fusarium circinatum* on *Pinus* spp. in Northern Spain. *Plant Disease* 89: 1015.
- Lario, F.J.; Ocaña, L. 2004. Base mecánica de la inestabilidad de *Pinus pinaster* Ait. en las plantaciones juveniles de climas atlánticos. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 17: 175-180.
- López-Rodríguez, C.A. 2006. Evaluación en vivero de familias de polinización abierta de *Pinus pinaster* Ait. y correlación con su comportamiento adulto en campo. Proyecto Fin de Carrera, EPS Lugo, Universidad de Santiago de Compostela, Lugo, 85 p.
- Martíns, P.; Moreira, X.; Zas, R.; Sampedro, L.; Solla, A. 2008a. Variación genética y efecto de la fertilización en la susceptibilidad de *Pinus pinaster* a *Fusarium oxysporum*. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 26: 97-102.
- Martíns, P.; Zas, R.; Sampedro, L. 2008b. Plasticidad fenotípica de *Pinus pinaster* frente a la disponibilidad de nutrientes. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 24: 67-75.
- Merlo, E.; Fernández-López, J. 2004. Análisis del balance parental reproductivo en un huerto semillero de *Pinus pinaster*. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 13(2): 387-398.
- Merlo, E.; Teiga, J.A.; Lombardero, M.J.; Fernández-López, J. 2005a. Perforadores de piñas asociados a un huerto semillero de *Pinus pinaster*: repercusión en la cosecha. En: IV Congreso Forestal Español, Zaragoza.
- Merlo, E.; Zas, R.; Fernández-López, J. 2005b. Ganancia obtenida mediante recogida selectiva de semilla en un huerto semillero de *Pinus pinaster* Ait. En: IV Congreso Forestal Nacional, Zaragoza.
- Molina, F. 1965. Comportamiento racial de *Pinus pinaster* en el noroeste de España. *Anales IFIE* 2(10): 221-238.
- Moreira, X.; Ramos, M.; Sampedro, L.; Zas, R.; Solla, A. 2008a. Densidad y disposición de canales resiníferos en *Pinus pinaster* ante tratamientos de fertilización y el ataque de *Hylobius abietis* (Coleoptera: Curculionidae). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 26: 45-50.
- Moreira, X., Sampedro, L., Zas, R., Solla, A. 2008b. Alterations of the resin canal system of *Pinus pinaster* seedlings alter fertilization of a healthy and of a *Hylobius abietis* attacked stand. *Trees* 22: 771-777.
- Pot, D.; Chantre, G.; Rozenberg, P.; Rodrigues, J.C.; Jones, G.L.; Pereira, H.; Hannrup, B.; Cahalan, C.M.; Plomion, C. 2002. Genetic control of pulp and timber properties in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Annals of Forest Science* 59(5-6): 563-575.
- Rodríguez-Morales, B. 2008. Compuestos fenólicos como mecanismo de defensa constitutivo e inducido mediante metil jasmonato en juveniles de *Pinus pinaster*. Proyecto Fin de Carrera. EPS Lugo. Universidad de Santiago.
- Rozenberg, P.; Franc, A.; Cahalan, C. 2001. Incorporating wood density in breeding programs for softwoods in Europe: a strategy and associated methods. *Silvae Genetica* 50: 1-7.

- Sampedro, L.; Zas, R. 2005. Herbivoría de corteza sobre coníferas de interés forestal, el caso de *Hylobius abietis*. Efecto de la fertilización de establecimiento y posibilidades de selección de progenies resistentes. In: IV Congreso Forestal Español.
- Sánchez-Rodríguez, F.; Rodríguez-Soalleiro, R.; Español, E.; López, C.A.; Merino, A. 2002. Influence of edaphic factors and tree nutritive status on the productivity of *Pinus radiata* plantations in northwest Spain. *Forest Ecology and Management* 171(1-2): 181-189.
- Sanz, F.; Latour, S.; Neves, M.; Bastet, E.; Pischedda, D.; Piñeiro, G.; Gauthier, T.; Lesbats, J.; Plantier, C.; Marques, A.; Lanvin, J.D.; Santos, J.A.; Touza, M.; Pedras, F.; Parrot, J.; Reuling, D.; Faria, C. 2006. Aplicacions industriais da madeira de piñeiro *pinaster*. Rodi Artes Gráficas S.L., Ourense, 240 p.
- Sierra de Grado, R.; Martínez-Zurimendi, P.; Pando, V.; Moulia, B.; Peñalvo, A.; Báscones, E. 2005. Componentes genéticas de las reacciones geotrópicas de *Pinus pinaster* Ait. a nivel poblacional. Congreso Forestal Nacional, Zaragoza.
- Sierra de Grado, R.; Pando, V.; Martínez-Zurimendi, P.; Peñalvo, A.; Báscones, E.; Moulia, B. 2007. Nuevo enfoque para la mejora de la rectitud del fuste en *Pinus pinaster*. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales 24: 107-112.
- Torres, A.B. 2003. Variabilidad genética de la semilla obtenida en el huerto semillero de *Pinus pinaster* de Sergude (A Coruña). Proyecto Fin de Carrera, EPS Lugo, Universidad de Santiago de Compostela, Lugo, 87 p.
- Varela, S. 2007. Control xenético da capacidade de rebrote e emisión de raíces adventicias en familias híbridas de procedencias de *Pinus pinaster*. Proyecto Fin de Carrera, EPS Lugo, Universidad de Santiago de Compostela, 78 p.
- Vega, P.; González, M.; Moo, C.; Vega, G. 1997. Primeros resultados de los ensayos de progenie del huerto semillero de *Pinus pinaster* Ait. en Sergude (Galicia). En: II Congreso Forestal Español. Irati, Navarra. pp. 661-666.
- Vega, P.; Vega, G.; González, M.; Rodríguez, A. 1993. Mejora del *Pinus pinaster* Ait. en Galicia. In: I Congreso Forestal Español. Xunta de Galicia, Pontevedra. pp. 129-134.
- Zas, R. 2006a. Consecuencias de la estructura espacial de los datos en el diseño y análisis de experimentos en campo. *Ecosistemas* 15: 108-115.
- Zas, R. 2006b. Iterative kriging for removing spatial autocorrelation in analysis of forest genetic trials. *Tree Genetics & Genomics* 2(4): 177-186.
- Zas, R. 2008a. Autocorrelación espacial y el diseño y análisis de experimentos. En: Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones. (Maestre, F., Escudero, A., Bonet, A., eds). Universidad Rey Juan Carlos, Asociación Española de Ecología Terrestre y Caja de Ahorros del Mediterráneo, pp. 542-590, Madrid, Spain.
- Zas, R. 2008b. The impact of spatial heterogeneity on selection: a case study on *Pinus pinaster* breeding seedling orchards *Canadian Journal of Forest Research* 38: 114-124.
- Zas, R.; Fernández-López, J. 2005. Juvenile genetic parameters and genotypic stability of *Pinus pinaster* Ait. open pollinated families under different water and nutrient regimes. *Forest Science* 51(2): 165-174.
- Zas, R.; Martíns, P.; de la Mata, R. 2008. Autocorrelación espacial: un problema común...mente olvidado. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales 24:139-146.
- Zas, R.; Merlo, E.; Fernández-López, J. 2003. SYNCHRO: A SAS program for analysing the floral phenological synchronisation in seed orchards. *Silvae Genetica* 52(5-6): 212-215.
- Zas, R.; Merlo, E.; Fernández-López, J. 2004a. Genetic parameter estimates for Maritime pine in the Atlantic coast of North-west Spain. *Forest Genetics* 11(1): 45-53.

- Zas, R.; Merlo, E.; Fernández-López, J. 2004b. Genotype x environment interaction in Maritime pine families in Galicia, Northwest Spain. *Silvae Genetica* 53(4): 175-182.
- Zas, R.; Merlo, E.; Fernández-López, J. 2004c. Juvenile - mature genetic correlation in *Pinus pinaster* Ait. under different nutrient x water regimes. *Silvae Genetica* 53(3): 124-129.
- Zas, R.; Merlo, E.; López-Rodríguez, C.A.; Fernández-López, J. 2005a. Evaluación en vivero de familias de *Pinus pinaster* y correlación con su comportamiento adulto en campo. En: IV Congreso Forestal Español, Zaragoza.
- Zas, R.; Merlo, E.; Sampedro, L. 2008. Primer huerto semillero depurado de *Pinus pinaster* en Galicia. Informe Técnico LOU08-001. Lourizán, Pontevedra.
- Zas, R.; Sampedro, L.; Prada, E.; Fernández-López, J. 2005b. Genetic variation of *Pinus pinaster* Ait. seedlings in susceptibility to *Hylobius abietis* L. *Annals of Forest Science* 62(7): 681-688.
- Zas, R.; Sampedro, L.; Prada, E.; Lombardero, M.J.; Fernández-López, J. 2006. Fertilization increases *Hylobius abietis* L. damage in *Pinus pinaster* Ait. seedlings. *Forest Ecology and Management* 222(1-3): 137-144.
- Zas, R.; Solla, A.; Sampedro, L. 2007. Variography and kriging allow screening *Pinus pinaster* resistant to *Armillaria ostoyae* in field conditions. *Forestry* 80(2): 201-209.